DOI:10.11931/guihaia.gxzw202212017

木论喀斯特常绿落叶阔叶林空间结构动态研究

杨支齐[1,2,3]，杜　虎[2,3]，宋同清[2,3]，曾馥平[2,3]，彭晚霞[2,3]，

张立进[2,3,4]，淦　江[2,3,4]，杨钙仁[1*]

(1. 广西大学　林学院，南宁　530004；2. 中国科学院亚热带农业生态研究所亚热带农业生态过程重点实验室，长沙　410125；3. 中国科学院环江喀斯特生态系统观测研究站/广西喀斯特生态过程与服务重点实验室，广西　环江　547100；4. 江西农业大学生态科学研究中心，南昌 330045)

摘　要：喀斯特地区森林的空间结构演变规律，是全球森林研究的关键科学问题之一。为探究喀斯特常绿落叶阔叶林空间结构动态，研究以木论国家级自然保护区内喀斯特常绿落叶阔叶林 2 hm^2 固定监测样地为研究对象，以 2007、2012、2017 年 3 次调查数据为基础，利用空间结构参数角尺度(W_i)、混交度(M_i)与大小比数(U_i)对群落空间结构特征动态变化进行分析。结果表明：（1）空间结构参数的一元分布结果表明 2007—2017 年林分随着林龄增大逐渐向轻微团状分布状态演变；混交度处于强度混交水平，呈向极强度混交方向演变的趋势；从大小比数来看，林分呈中庸状态，随林分增长表现为向亚优势的方向转变。(2)不同径级林木空间结构研究结果表明径级为 1~15 cm 的树木角尺度、大小比数、混交度随林分生长逐渐增大；随径级增大，大小比数取值呈现逐渐降低趋势，混交度呈现逐渐升高趋势。（3）主要优势树种空间结构研究结果表明 2007-2017 十年间 5 个优势树种组均呈现轻微团聚分布；大小比数呈现亚优势偏向于中庸分布状态，混交水平处于强度混交水平，逐渐向极强度混交方向演变。研究认为目前木论喀斯特常绿落叶阔叶林林分呈现轻微团聚分布，混交程度较强，林分偏向于亚优势分布状态，群落较稳定，林分更新状况良好，正向顶极群落方向逐渐演替。喀斯特常绿落叶阔叶林植被结构动态变化的分析对于预测森林未来发展的变化趋势具有重要参考借鉴意义。

关键词：角尺度（W_i），混交度(M_i)，大小比数(U_i)，结构特征，动态变化

Spatial structure dynamics of karst evergreen deciduous broad-leaved forest in MuLun National Nature Reserve

YANG Zhiqi[1,2,3], DU Hu[2,3], SONG Tongqing[2,3], ZENG Fuping[2,3], PENG Wanxia[2,3], ZHANG Lijin[2,3,4], GAN Jiang[2,3,4], YANG Gairen[1 *]

(1. *Forestry College of Guangxi University,* Nanning 530004, China; 2. *Key Laboratory of Agro-Ecological Processes in Subtropical Region, Institute of Subtropical Agriculture, Chinese Academy of Sciences,* Changsha 410125, China; 3. *Huanjiang Observation and Research Station of Karst Ecosystem/Guangxi Key Laboratory of Karst Ecological Processes and Services, Chinese Academy of Sciences,* Huanjiang 547100, Guangxi, China; 4. *Ecological Science Research Center, Jiangxi Agricultural University,* Nanchang 330045, China）

基金项目：国家自然科学基金面上项目（31971487）；国家重点研发计划项目（2022YFF1300703）；国家自然科学基金项目(42071073)；中国科学院青年创新促进会项目（2021366）；广西自然科学基金项目(2023GXNSFAA026109)；广西重点研发计划项目（桂科 AB22080103）;江西省气象局重点项目“多种降水情景下的山洪演进模拟试验”。

第一作者：杨支齐(1997-)，硕士研究生，研究方向自然保护地管理与生态修复，(E-mail)1944800274@qq.com。

***通信作者：**杨钙仁，博士，教授，研究方向生态水文与生态工程研究，（E-mail）yanggr@gxu.edu.cn。

Abstract: The spatial structure evolution of forests in karst areas is a key scientific issue in global forest research. In order to explore the dynamics of spatial structure in karst evergreen and deciduous broad-leaved forests, a study was conducted in the Guolin National Nature Reserve, focusing on a fixed monitoring plot of 2 hm^2. Based on data from three surveys conducted in 2007, 2012, and 2017, the dynamics of community spatial structure were analyzed using the spatial structure parameters: individual distribution index (Wi), mixing degree (Mi), and size-number ratio (Ui). The results were as foloows: (1) The univariate distribution of spatial structure parameters revealed that the forest structure gradually shifted towards a slightly clumped distribution state as the stand age increased between 2007 and 2017. The mixing degree was at a level of strong mixing and showed a tendency towards extreme mixing. In terms of the size-number ratio, the stand exhibited a moderate state, shifting towards subdominance as the stand grew. (2) The study of spatial structure for different diameter classes of trees showed that the angle scale, size-number ratio, and mixing degree of trees in diameter classes 1~15 cm gradually increased with stand growth. As the diameter class increased, the values of the size-number ratio showed a decreasing trend while the mixing degree showed an increasing trend. (3) The study of spatial structure for dominant tree species revealed that, during the ten-year period from 2007 to 2017, all five dominant tree species groups exhibited a slightly clumped distribution. The size-number ratio showed a tendency towards subdominance and a moderate distribution state, while the mixing level was at a high degree and gradually shifted towards extreme mixing. The study concludes that the karst evergreen and deciduous broad-leaved forest in Guolin currently exhibits a slightly clumped distribution, a strong degree of mixing, and a tendency towards subdominance. The community is relatively stable, the stand regeneration is in good condition, and the forest is gradually transitioning towards a climax community. The analysis of the dynamic changes in vegetation structure in karst evergreen and deciduous broad-leaved forests is of great significance for predicting the future development and changes of forests.

Key words: angular scale (W_i), mixing degree (M_i), size ratio (U_i), structural characteristics, dynamic change

喀斯特地貌是由降雨和地下水作用于石灰岩等碳酸盐基岩形成的独特地貌。中国西南部是世界上最大的喀斯特森林地区，生态系统稳定性弱、生境异质性强，岩石裸露(张忠华等, 2011)。常绿落叶阔叶林是中国西南喀斯特景观的特有代表，它群落结构复杂，生物多样性丰富，生境异质性高，是研究森林生产力的理想群落。与中国亚热带非喀斯特森林相比，喀斯特森林在不同树种组成下具有较高的物种多样性。广西喀斯特植被在演替过程中，不同演替阶段的物种丰富度、Shannon-wiener 指数、Simpson 指数和均匀度指数均随正向演替进行而逐渐增加(Zhang et al., 2012)。喀斯特森林生态系统是典型的脆弱生态系统。一方面，由于人类对森林资源不合理利用和管理，导致了林分结构缺失、生态系统功能削弱，从而降低了森林生态系统的稳定性(熊康宁等，2015)。另一方面，在石漠化治理过程中，建植的人工林存在树种单一、结构简单、布局不合理等问题，导致了生态防护功能低、生物多样性低、系统稳定性差等现象逐渐凸显(宋同清等，2015)。因此，进行喀斯特森林空间结构研究，可以为喀斯特地区森林生态系统的良性发展提供理论依据。

森林相邻树木的关系很大程度上决定了森林结构最主要的一些基本特征(惠刚盈等, 2009)。经过研究发现可以把角尺度、大小比数以及混交度这些表征相邻木空间关系的结构参数(惠刚盈等，2008)应用到森林活立木的空间结构分析中，运用空间结构参数的一元分布、二元分布以及多元分布来分析国内外林分空间结构特征、林木的竞争、种群大小变化趋势、

树种的优势度、物种的多样性，同时也可以对森林结构进行重建与优化等(Zhang et al., 2018)。研究发现，不同演替阶段森林群落的混交度取值逐渐发生变化(周梦丽等, 2016)，随着演替的进行，混交度和胸径的大小比数取值逐渐增大，林木逐渐向随机分布格局趋势发展(郭凌等，2017; 胡中岳等，2017)，这有利于群落向顶极群落进行平稳地演替(韩敏等, 2020；王群等, 2012)。森林生物多样性不断升高，林分空间结构也逐渐向平稳的方向发展(刘燕等, 2020)。在森林演替过程中，森林空间结构特征呈现一系列变化。在水平结构上，喀斯特森林中林分处于随机分布的比例几乎不受树木大小的影响，而明显受生境异质性和生命形态的显著影响(Li et al., 2022)，在以角尺度为单变量的分布中保持理想的正态分布。伴随着林龄的增加，林分聚集程度逐渐降低，同时各个树种更新分布格局也随之产生动态变化（罗梅等，2016）。混交程度越高，群落物种多样性也就越高(张亚昊等，2021)。在大小比数方面，王大伟(Wang & Guo, 2018)对天然森林植被调查中，发现大径级个体影响着相邻木的空间结构分布，随着胸径的增加，相邻树的聚集范围呈现不断缩小的趋势。森林的物种多样性也随演替进行而不断发生着变化(王树森等, 2006)。为了充分利用空间，结构多样化的林分可以在其林内储存更多的树木(Kweon & Comeau, 2021)，多样性的增加也显著促进了森林生物量的增加(Wu et al., 2022)。密林中的树木面临着激烈的竞争，其承载能力下降，对于林分密度的控制是极其重要的，空间结构参数的应用为提高森林质量提供了有效的途径(Hui et al., 2019)。在林分空间结构研究中往往以结构参数均值和一元分布来研究林分的整体特征。本次研究中增加了结构参数的二元分布(Li et al., 2012)来分析林分的空间结构，可以同时从不同水平层次分析林分的空间特征。

喀斯特峰丛洼地占据陆地面积的 10%~15%(Wang et al., 2022)，对于全球生态系统具有极其重要的作用，通过对喀斯特地区森林类型的研究，可对喀斯特石漠化进行有效修复与重建。目前，我国喀斯特地区常绿阔叶林研究多集中在林相变化上，对其演替规律、生态功能与保护、空间动态等方面的研究还非常缺乏。研究以木论国家级自然保护区内喀斯特常绿落叶阔叶林 2 hm^2 固定监测样地为研究对象，以 2007 年、2012 年与 2017 年三次调查数据为基础，主要探讨以下问题：（1）喀斯特常绿落叶阔叶林群落结构和种群动态变化如何？（2）不同径级树木空间特征变化及差异？（3）10 年里，优势种物种的空间变化特征？

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究地点位于广西壮族自治区环江县木论国家级自然保护区（25°06′09″ N—25°12′25″ N、107°53′29″ E—108°05′42″ E）。地形地貌主要为喀斯特峰丛洼地，保护区内部拥有着极其丰富的常绿落叶阔叶混交林，林区总面积 10 829.7 hm^2，森林覆盖率为 95.4%，它是亚热带山区重要的森林植被类型之一，是维护区域生态安全和保护生物多样性的重要屏障(刘璐等，2012)。海拔高度在 250~1 028 m 之间，年平均温度为 15.0~18.7 ℃，平均降雨为 1 530~1 820 mm，4—8 月份降雨较多，林内较为湿润，湿度在 80%~90%，土壤以石灰土为主。木论自然保护区具有得天独厚的自然资源和优势，属中亚热带石灰岩常绿落叶混交林森林生态系统，与贵州茂兰国家级保护区相连，共同成为世界同纬度地区连片面积最大、保存最完好的喀斯特森林生态系统，是研究喀斯特及其森林的重要地域，具有重要的科研和保护价值。

1.2 样地建设与调查

2007 年在保护区内选典型坡面建立一块投影面积为 200 m×100 m 的样地，整个样地划分为 50 个 20 m×20 m 样方。依据 CTFS（The Centre For Tropical Forest Science）标准对植被进行每木调查，对样地内胸径 dbh≥1 cm 的植株个体挂牌标记，记录物种名称、胸径、树高、冠幅以及坐标位置(Du et al., 2017)。研究区森林为原生林，就生物量而言，DBH≥1 cm 的木本植物是绝对的主体，因此研究中未将 DBH <1 cm 植株和草本进行考虑（叶尔江·拜

克吐尔汉，2013），选择 DBH≥1 cm 的木本植物是根据美国科学家 S.P.Hubbell 在 1980 年对巴拿马 50 hm^2 样地的建立所采取的调查方法。该样地每 5 年复查一次，目前已于 2007 年、2012 年和 2017 年开展了 3 次调查，研究的森林类型为喀斯特常绿落叶阔叶林。

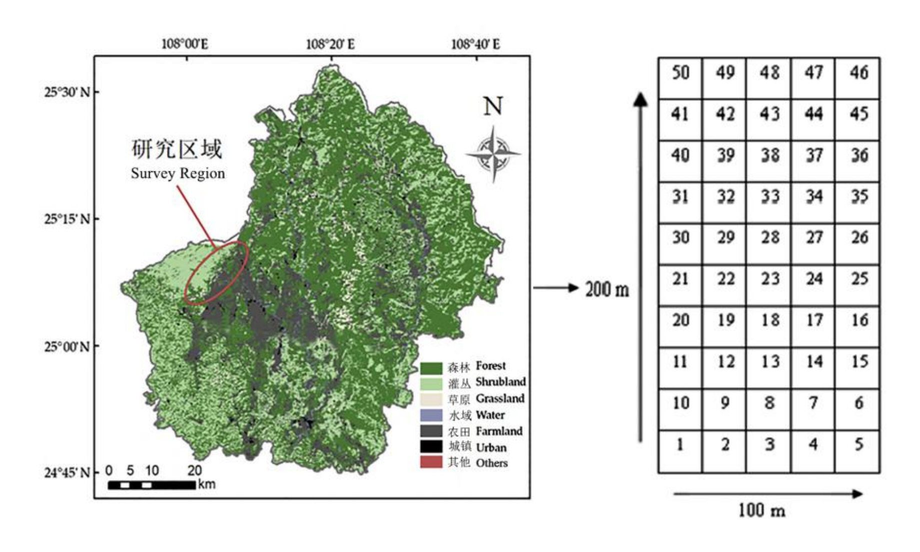


图 1 环江县样地示意图

Fig.1 Schematic diagram of sample plot in Huanjiang County

1.3 数据处理方法

优势树种：重要值 IV＝(RF 相对频度+RA 相对多度+RD 相对显著度)/3(李博等，2000)。物种重要值用来代表物种的优势度大小，重要值数值越大，在群落结构中越重要，可以用来表征植物群落物种的结构变化。

生物量计算： $BIO = a \times DBH^b$

式中，BIO 为木本植物生物量，DBH 为树木胸径直径胸高度（cm），a 和 b 为回归系数(Zhang et al., 2022)。物种生物量采用本课题组前期研究所得的广西喀斯特森林乔木生物量回归拟合方程进行估算，以胸径为变量的生物量模型能有效估算广西主要树种各器官及总生物量，据课题组前期研究可知 a=0.35，b=1.989(汪珍川等，2015)。

空间结构特征指标：在进行森林空间结构分析时，既可以利用单一的指标对森林空间进行描述，也可以利用两个指标进行组合，即二元分布来更好地描述森林空间结构。利用角尺度（W_i）(惠刚盈等，2021)、混交度（M_i）(惠刚盈等，2008)和大小比数（U_i）(惠刚盈等，1999)三个结构参数对森林空间特征来进行描述。林分中的任何一棵树和它最近的 n 棵相邻树共同构成一个空间结构单元，采用 n=4，这三个参数取值均有 5 种: 0.00、0.25、0.50、0.75 与 1.00，在角尺度范围上，任何一个森林群落由 3 种结构体组成，分别是很均匀、均匀、随机、不均匀、很不均匀分布状态，当 W_i>0.517 时为聚集分布，0.475<W_i<0.517 时为随机分布，W_i<0.475 时为均匀分布(惠刚盈等，1999)；混交度表示立木在林分中分别处于零度、弱度、中度、强度和极强度混交状态(惠刚盈等，2008)；大小比数表示林木在群落中分别处于优势、亚优势、中庸、劣态与绝对劣态地位(惠刚盈等，1999)。林分空间结构的优越性可反映森林群落的稳定性。林木处于随机分布为最佳格局；林分混交度越高，其结构越优越；林分中优势林木或亚优势林木比例越高越好。二元分布联合了 3 种优越的微观结构，即随机分布的林木并且处于高度混交状态、中庸到优势状态的林木且随机分布、中庸到优势状态的林木且处于高度混交状态(惠刚盈等，2008)。

角尺度（W_i）用来描述参照树 i 周围相邻树的均匀性(惠刚盈等，1999； 惠刚盈等, 2021)，公式为：

$$W_i=\frac{1}{4}\sum_{j=1}^{4}Z_{ij}$$

式中：W_i 为角尺度，Z_{ij} 为离散型变量，当第 j 个 α 角小于标准角 α（$\alpha_0 = 72°$）时，$Z_{ij} = 1$；否则， $Z_{ij} = 0$。

树种混交度(M_i)用来描述参照树与其邻体之间物种关系(惠刚盈等，2008)。公式为：

$$M_i=\frac{1}{4}\sum_{j=1}^{4}V_{ij}$$

式中：M_i 为混交度，V_{ij} 为离散型变量，当相邻树与参照树不是同一树种时，$V_{ij} = 1$；否则 $V_{ij} = 0$。

大小比数（U_i）用来描述林木个体大小分化程度(惠刚盈等，1999)，其表达式为：

$$U_i=\frac{1}{4}\sum_{j=1}^{4}K_{ij}$$

式中：U_i 为大小比数，k_{ij} 为离散变量，其值定义为当相邻树的 DBH 大于参考树时，$K_{ij} = 1$；否则 $K_{ij} = 0$。当 U_i 值越低时，胸径 DBH 比参考树大的相邻树越少。

采用 Winkelmass 软件对林分角尺度(W_i)、大小比数(U_i)、混交度(M_i)进行计算，用 R4.1.3 进行优势种重要值的计算，文章数据处理结果采用的是各个个体计算的平均值，利用 Origin2022 进行制图。

2 结果与分析

2.1 群落结构变化特征

如表 1 所示，2007、2017 年林分密度分别为 2 627、1 889 plant·hm^{-2}，降幅 28.1%，十年间物种减少 7 种，胸径由 5.07 cm 增至 6.73 cm，地上生物量由 52.51 Mg·hm^{-2} 增至 67.81 Mg·hm^{-2}，增加了 29.2%。林分角尺度为 0.524~0.539，均是 W_i>0. 517，整体空间格局呈聚集分布的状态；混交度随着年份的变化呈逐渐增加的趋势，范围为 0.842~0.864；大小比数随年份呈现中庸逐渐向亚优势的方向转变。

表 1 不同年份林分基本特征

Table 1 Basic characteristics of stand in different years

时间 Year	密度 Density (plant·hm^{-2})	物种数 Species	胸径 Diameter at breast height （cm）	生物量 Biomass (Mg·hm^{-2})	角尺度 W_i	混交度 M_i	大小比数 U_i
2007	2 627	130	5.07	52.51	0.525	0.842	0.504
2012	2 110	127	6.23	62.50	0.524	0.845	0.502
2017	1 889	123	6.73	67.81	0.539	0.864	0.497

2.2 林分空间结构特征动态变化

2.2.1 一元分布特征

由图 2 可知，在角尺度方面，2007—2017 年，群落均以随机分布为主，其次是聚集分布，均匀分布最少，随机分布与均匀分布所占比例呈现逐渐下降的趋势，聚集分布呈现逐渐上升的趋势。从总体来看，林分随着年份的变化逐渐呈现轻微团状分布。在大小比数方面，2007 年处于优势地位的林木占比最低（19.72%），而处于绝对劣态地位的林木占比最高（20.7%）。在林木处于绝对劣态地位时，其相对频率随年份逐渐降低，分别为 20.68%、20.11%

与 20.0%，不同优势程度林木比例相接近，均在 20.0%左右；在混交度方面，多数树木处于极强度和强度混交状态，2007—2017 年极强度混交状态分别占比 59.9%、59.1%与 61.4%；强度混交状态占比分别为 24.47%、26.25%和 26.3%，均呈现逐年上升趋势。中度、弱度、零度混交状态占比均呈逐年下降趋势。

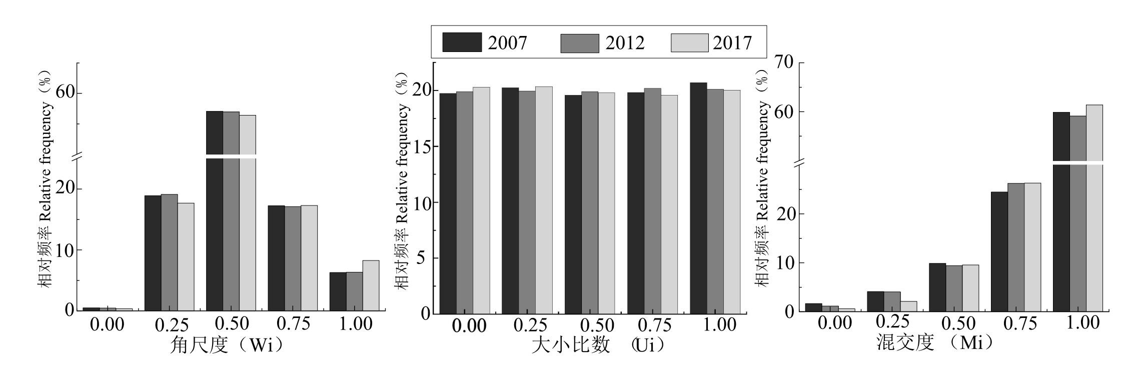


图 2 不同年份一元分布特征

Fig. 2 Unitary distribution characteristics in different years

2.2.2 二元分布特征

利用角尺度、混交度以及大小比数三个参数其中任意两个进行组合得到其二元分布。由图 3 可知，同一年份下随着角尺度从 0~1.00 变化，同一混交度的林木株数先升高后逐渐降低，均在 W_i=0.50 时，林木株树达到最大值；在同一角尺度的情况下，混交度取值等级不断增大的同时，林木株树也在不断增大，在 M_i=1.00 时，林木株数达到最大值。2007、2012 与 2017 间进行比较，混交度不变的情况下，在 W_i=0.00、0.25 和 0.50 时，林木的相对频率

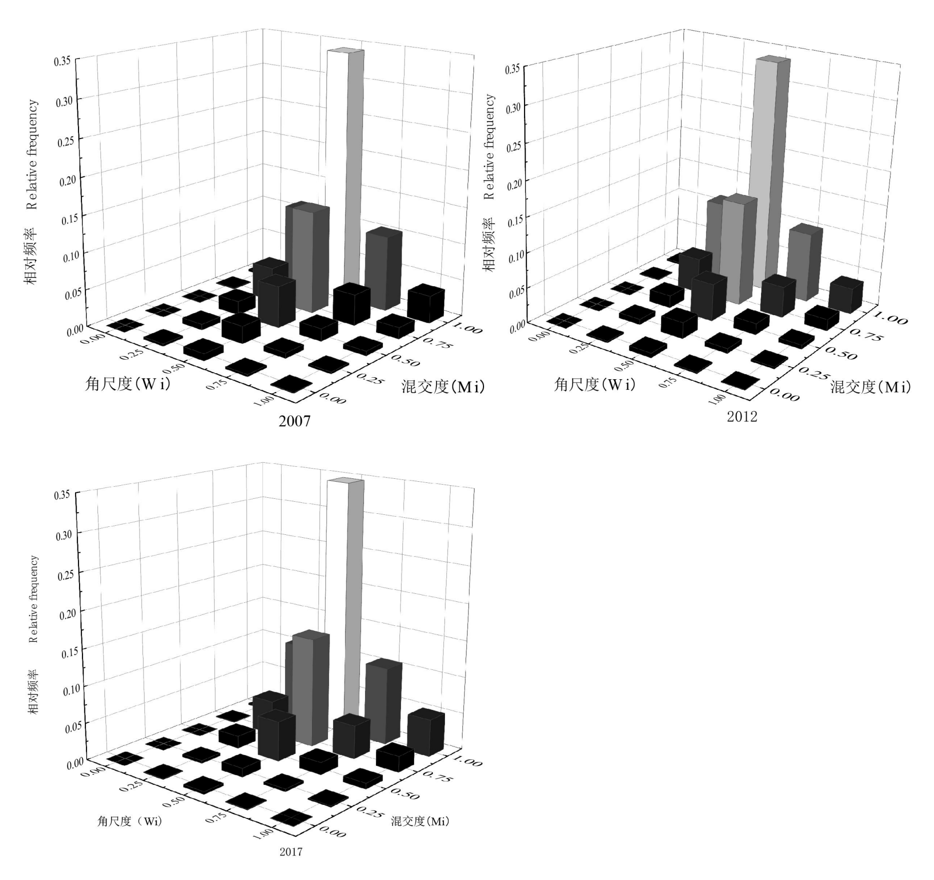


图 3 不同年份角尺度（W_i）-混交度（M_i）二元分布变化

Fig.3 The binary distribution changes of Angle scale (W_i) and mixing degree (M_i) in different years

随年份变化呈现逐渐降低的趋势，在 W_i=0.75 以及 1.00 时，林木株树呈现逐渐升高的趋势，2017 年当 W_i=0.50, M_i=1.00 时林木株树相对频率达到最多，2007 年与 2017 年分别占比 34.14%和 34.6%，林木逐渐向轻微团聚的方向演变。在角尺度不变的情况下，在 M_i=0.00~0.5 之间，林木株树随年份变化呈现不断降低趋势，在 M_i=1.00 时，2017 年树木分布频率最高，极强度混交与聚集分布是最常见的林分结构单元，随着群落演替，这种趋势越来越明显。

由图 4 可知，同一大小比数的频率随着角尺度取值等级的增加先增大后减小，在角尺度取值等级为 0.5 时相对频率达到最大，而在角尺度一致的前提下，不同大小比数的林分株数变化差异较小，相同分布格局的树种，其优势和劣势程度无较大差异，2007—2017 十年间林木呈现相似的规律。在大小比数不变的情况下，随着年份的变化，劣态以及绝对劣态等级的林木随着角尺度逐渐的增加，林木株树相对频率呈现逐渐增加的趋势，而优势、亚优势、以及中庸的林木呈现逐渐降低的趋势。

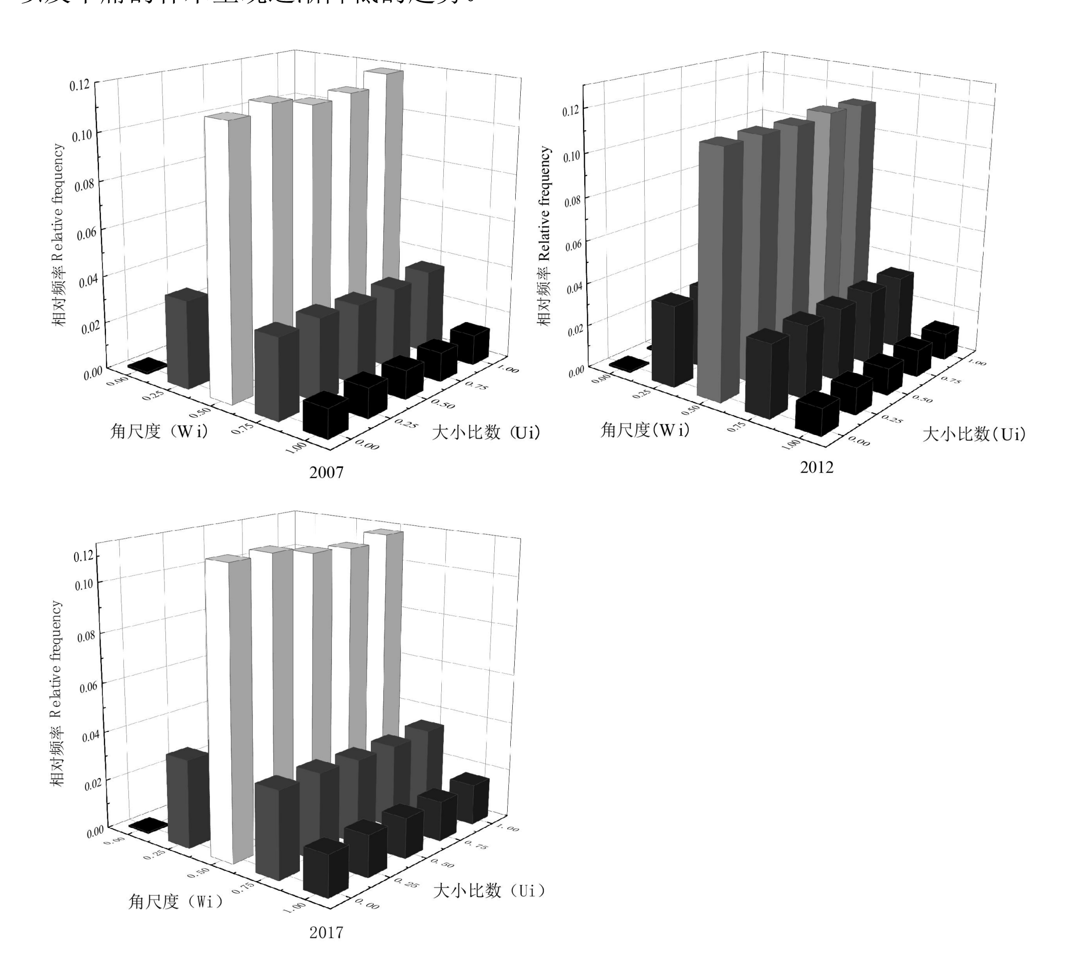


图 4 不同年份角尺度（W_i）-大小比数（U_i）二元分布变化

Fig.4 Bivariate distribution of angular scale (W_i) and size ratio (U_i) in different years

由图 5 可知，随着混交度取值等级的增大，同一大小比数林木株树相对频率逐渐增大，在混交度为 1 时相对频率达到最大，2007—2017 年呈现相似规律。在 W_i-U_i 二元分布中，零度混交与弱度混交（M_i=0.00、0.25）时，2007—2017 年各个大小比数等级上相对频率均降低了一倍左右，在极强度混交情况下，随着年份的变化，各个大小比数等级下林木株树所占频率呈现逐渐增大的趋势，在 2017 年达到最大，三次调查分别在绝对劣态、劣态及亚优势（U_i=1.00、0.75、0.25）时林木株树相对频率达到最大，所占频率分别是 12.4%、11.9%、

12.5%。

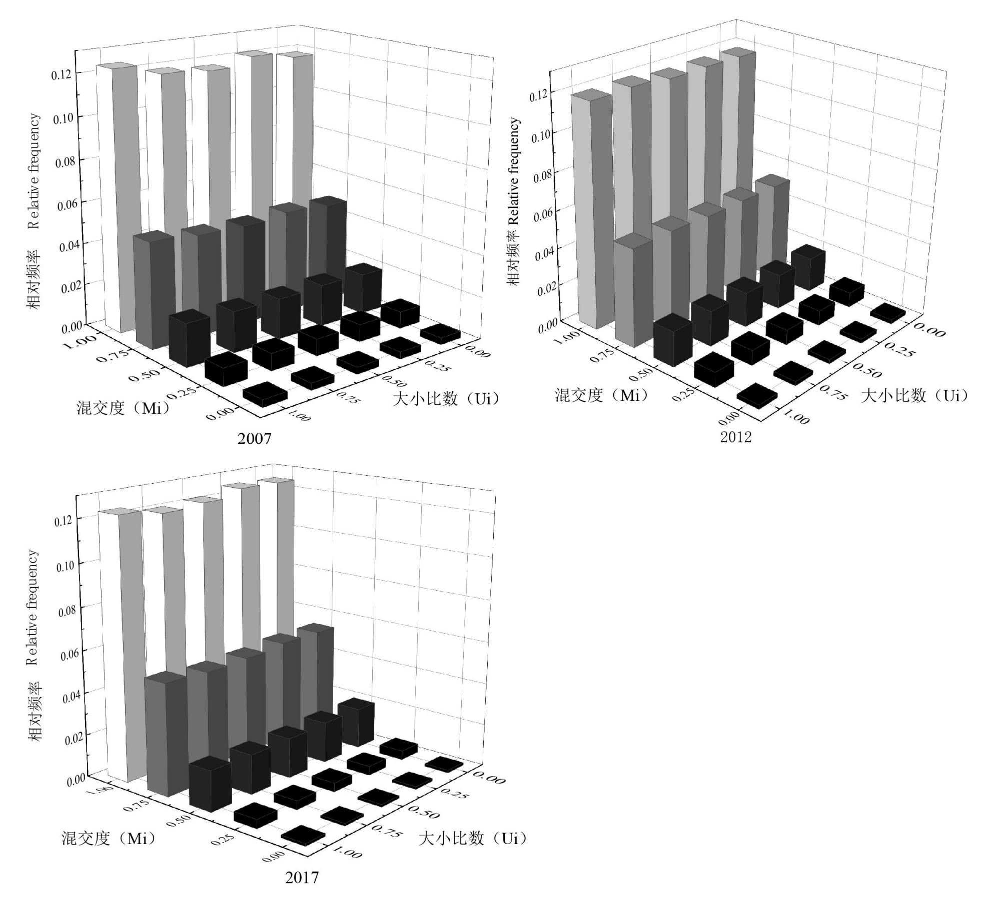


图 5 不同年份混交度（M_i）-大小比数（U_i）二元分布变化

Fig.5 The bivariate distribution changes of mixing degree (M_i) and size ratio (U_i) in different years

2.3 不同径级树木空间特征变化

由表 2 可知，除径级≥15 cm 个体外，其他径级树木角尺度、大小比数、混交度均随群落发展逐渐增大。同时期内，随径级的增大，大小比数逐渐降低；而混交度总体上随径级增大呈增加的趋势，DBH≥15 cm 径级最大；三次调查总体来看，四个径级之间角尺度没有显著性变化，径级≥15 cm 的大小比数显著小于别的径级，混交度显著大于别的几个径级。除 2007 年 10~15 cm 和 2012 年≥15 cm 径级角尺度在 0.475 至 0.517 之间表现为随机分布外，其他均值均大于 0.517，表现为聚集分布。

2.4 优势种树木空间特征变化

通过分析 3 次调查重要值均排前 5 的优势种发现（表 3），铁榄（*Sinosideroxylon pedunculatum*）角尺度呈现先下降后上升趋势，小叶栾树（*Boniodendron minus*）以及掌叶木（*Handeliodendron bodinieri*）呈现上升趋势，趋势越来越强，而小叶女贞（*Ligustrum quihoui*）与菜豆树（*Radermachera sinica*）呈下降趋势，菜豆树在 2017 年角尺度为 0.512，空间分布格局呈现随机分布。铁榄、小叶女贞、掌叶木与菜豆树大小比数取值随时间变化呈现逐渐升高的趋势，平均大小比数在 0.25~0.50 之间，处于一定的优势地位。小叶栾树大小比数有逐渐降低的趋势，但相较于 2007 年，变化趋势不大，仍处于 0.25~0.50 之间，在其结构单元中处于亚优势地位。总体上五个优势种都处于亚优势与中庸状态之间，有逐渐向中庸状态演变的趋势。十年间五个优势树种混交度取值均是 $M_i \geq 0.75$，同种树种聚集情况较少，铁榄、小叶栾树与菜豆树混交度取值随时间变化呈现逐渐降低的趋势，小叶栾树与掌叶木混交度取值逐渐增大，在 2017 年其值达到了 0.908、0.906，相较于 2007 年分别增加了 4.2%、1.5%。

表 2 不同径级树木空间特征

Table 2 Spatial characteristics of trees with different diameter classes

径级 Diameter class（cm）	2007			2012			2017		
	角尺度 W_i	大小比数 U_i	混交度 M_i	角尺度 W_i	大小比数 U_i	混交度 M_i	角尺度 W_i	大小比数 U_i	混交度 M_i
1-5	0.525±0.004a	0.648±0.006a	0.832±0.004b	0.526±0.004a	0.694±0.006a	0.845±0.005a	0.535±0.005a	0.708±0.007a	0.863±0.005b
5-10	0.523±0.007a	0.257±0.008b	0.863±0.007ab	0.525±0.006a	0.323±0.009b	0.840±0.007a	0.540±0.007a	0.330±0.009b	0.859±0.007b
10-15	0.516±0.011a	0.115±0.010c	0.848±0.014ab	0.521±0.011a	0.147±0.011c	0.853±0.012a	0.548±0.012a	0.167±0.011c	0.863±0.011b
≥15	0.537±0.012a	0.043±0.007d	0.880±0.015a	0.515±0.011a	0.063±0.009d	0.855±0.015a	0.546±0.012a	0.054±0.006d	0.891±0.010a

注：表中数值为为平均值±SE；显著性分析为同一年份同一结构参数不同径级之间（P<0.05）。

Note: Values in the table are average ±SE; significance analysis was performed between different diameter classes of the same structural parameter in the same year (P<0.05).

表 3 优势种树木空间特征

Table 3 Spatial characteristics of dominant species of trees

物种 Species	2007				2012				2017			
	重要值 IV	角尺度 W_i	大小比数 U_i	混交度 M_i	重要值 IV	角尺度 W_i	大小比数 U_i	混交度 M_i	重要值 IV	角尺度 W_i	大小比数 U_i	混交度 M_i
铁榄 *Sinosideroxylonpedunculatum*	5.96	0.525±0.010	0.464±0.018	0.844±0.010	6.30	0.521±0.011	0.470±0.019	0.838±0.011	5.21	0.554±0.12	0.489±0.020	0.838±0.012
小叶栾树 *Boniodendron minus*	4.75	0.535±0.019	0.410±0.034	0.944±0.010	4.92	0.543±0.012	0.391±0.021	0.936±0.007	6.27	0.545±0.012	0.407±0.024	0.892±0.010
小叶女贞 *Ligustrum quihoui*	4.65	0.537±0.013	0.404±0.021	0.871±0.011	4.64	0.537±0.015	0.420±0.022	0.860±0.012	3.13	0.519±0.016	0.422±0.029	0.908±0.012
掌叶木 *Handeliodendron bodinieri*	4.50	0.512±0.021	0.190±0.032	0.893±0.019	4.22	0.567±0.024	0.196±0.034	0.915±0.017	3.58	0.600±0.022	0.333±0.027	0.906±0.012
菜豆树 *Radermacherasinica*	3.74	0.523±0.013	0.395±0.026	0.882±0.013	4.13	0.490±0.013	0.390±0.029	0.877±0.015	4.95	0.512±0.016	0.463±0.026	0.870±0.014

3 讨论与结论

2007—2017 年木论自然保护区常绿落叶阔叶林群落空间结构动态进行分析发现：群落整体在空间格局上呈聚集分布且趋势越来越强，树种混交程度向强度与极强度混交状态演变，林分多处于中庸分布地位，有逐渐向亚优势方向转变的趋势，符合以往天然林的演替规律(刘燕等，2020)。从径级结构来看，林分小径级林木数量较多，径阶分布比较连续，没有明显的断层，整体呈现倒“J”型分布，与以往研究结果相符(郭凌等，2017)。

种群空间格局的形成原因相对比较复杂，植物繁殖特性、竞争强度以及生境差异都会在一定程度上对某一物种的空间分布格局起作用。在森林群落的结构参数一元分布中，随着角尺度的逐渐增大，相对频率先逐渐增大后逐渐降低，呈现正态分布(薛卫星等，2021)，在 W_i=0.5 时相对频率占比最高。十年间，群落角尺度范围为 0.524~0.539，惠刚盈提出，当 W_i>0.517 时森林群落呈聚集分布(惠刚盈等，1999)，本研究十年间均为聚集分布，理想森林最好的分布格局是随机分布(陈亚南等，2015)，可见本群落并未达到理想状况。森林空间分布格局与生境异质性效应密切相关(Ben-Hur & Kadmon, 2020)，随着树木林龄的增长，幼小林木对环境资源需求的急剧增加导致种内竞争的加剧，从而造成树木的自疏或它疏死亡(刘保双等，2013)，大径级树木数量逐渐增多，活立木间距逐渐增大，常绿落叶阔叶林优势种的死亡被认为可能是一种适应机制(Hubbell et al., 2006)。群落各个大小比数取值等级上相对频率无显著性差异，占比均在 20.0%左右，随着时间的变化，平均大小比数取值范围在 0.497~0.504 之间，表明林分胸径差异不明显，林分处于中庸状态，这与张岗岗(张岗岗等，2019)等研究结果相一致。群落十年间强度混交频率占比为 36.6%~37.8%，极强度混交频率占比 39.4%~47.3%，处于高度混交状态，之前研究表明：群落向顶极群落方向逐渐演替，强度和极强度混交的频率逐渐升高(王群等，2012)，研究的森林群落结构较为复杂，正朝着稳定的方向发展(万猛等，2009)，林分中林木混交度越高越好，说明林分空间结构越优，森林就越稳定，经受灾害的能力也越强，这有利于森林的可持续发展。随着树木不断地增补与死亡，林木平均胸径整体上呈现不断增大的趋势，森林群落分布格局不断地变化，但混交度变化幅度较少，混交度变化范围为 0.757~0.811，自然状况下常绿落叶阔叶混交度变化是一个长期的过程(张毅锋等，2021)，群落演替到顶极群落仍需要较长的时间。小尺度下，喀斯特山地的生境几乎没有连续的、相对一致的物种组成和环境因素，呈现出大面积的异质性。此外，受区域内不同微地形、不同土质等因素的影响，生境中的生物种群生态位分布也是高度不均匀的。因此，在小尺度下，喀斯特山地的生境往往呈现出高度分散、高度异质化的空间结构特征。

森林群落的结构参数二元分布中，在角尺度与混交度的组合上，2007—2017 年，混交度不变的情况下，均是在 W_i=0.50 时，林木株树达到峰值；并且在 W_i= 0.50，M_i =1.00 时的林木株数最多，研究中林木中以聚集分布且强度混交这种林分结构最为常见，这种趋势越来越强，这与薛卫星等（2021)、赖阿红等（2015)等研究结果相一致。一般情况下，自然混交林的空间分布格局随群落演替而趋于随机(鲁君悦等，2021)，混交度取值逐渐趋向 1，可见该森林群落离理想状态还有一定的距离。在角尺度与大小比数二元分布中，同一大小比数的频率随着角尺度取值等级的变化表现为正态分布，符合以往研究结果(张岗岗等, 2015)，在同一角尺度等级上，大小比数各个等级上相对频率大小差异较小，说明林分空间分布对于其林木的优劣程度不是决定性影响因素，这与薛卫星(薛卫星等，2021)与毛沂新(毛沂新等，2019)等的研究结果相一致。混交度和大小比数的二元分布模型中，2007—2017 年群落内被四株比自身胸径大的同种相邻木挤压的频率越来越低，种间竞争降低，群落逐渐向亚优势以及极强度混交方向演变。2007—2017 年随着时间的变化同一径级结构角尺度、大小比数、混交度三个结构参数大小取值范围均呈现不断增大趋势，群落逐渐向团聚、劣态、极强度混交方向演变。小径级个体呈团聚分布，大径级个体在小尺度上水平格局呈聚集分布，偶尔会出现

随机分布，聚集强度随着空间尺度的增加呈下降趋势(鲁梦珍等，2022)。混交度呈现不断增大趋势，在 0~5 cm 时取值最低，随着径级结构的增大，在 DBH≥15 cm 时取值范围达到最大，说明随着树木径级的增大，受种间密度制约效应影响（Wang et al., 2018），树木周围多为异种树种。

研究分析了群落内部 5 个优势种空间分布格局，各优势树种水平分布除了菜豆树在 2017 年呈现随机分布外，其余均处于聚集分布，同种树种很少聚集在一起，小叶栾树与掌叶木混交度取值在 2017 年其值甚至达到了 0.908 和 0.906。光耐受性是植物更新需求和生态位分化的重要指标之一。木论常绿阔叶林郁闭度较高，满足阴性物种的更新条件，铁榄与小叶栾树相较于别的优势树种而言，对于生境的适应能力较强，具有较强的耐阴性，能够更好地利用环境资源。掌叶木在演替过程中随着年份变化重要值逐渐下降，角尺度越来越大，有向不均匀分布状态演变的趋势，掌叶木为阳性树种，多在林缘、路旁、疏林地和向阳坡生长。在向阳处，树干较直；而在密林中，树干歪斜，喀斯特常绿落叶阔叶林林内光资源分布不均匀从而导致掌叶木分布的不均匀性。菜豆树喜温暖，耐干热，耐瘠薄，在湿润、肥沃地生长旺盛，在这十年间，菜豆树重要值显著提升，呈现随机分布，混交程度有一定的减弱，这应该是由于喀斯特森林温暖湿润的气候为菜豆树提供了适宜的生长条件。以往研究表明，随着向顶极群落的不断演替，林分越来越稳定，强度与极强度混交相对频率占比越来越高(赵中华等，2013)，林分空间分布逐渐趋向于随机分布(胡艳波等，2003)。同种个体由于在生长过程中对环境资源利用的趋同性导致发生一些激烈的竞争，优胜劣汰，处于弱势竞争优势的个体在竞争过程中个体数量急剧减少，为了更好地利用环境资源，促进自身更有利地生长，同种类型个体会趋于分散型分布。五个优势种平均大小比数取值范围大多在 0.25~0.50，在参照树组成的结构单元中，胸径大于参照树的相邻树较少，五个优势种都处于亚优势与中庸状态之间，有逐渐向中庸状态演变的趋势。在 2017 年，优势种排序相较于之前发生了轻微的变化，小叶栾树取代铁榄成为主要优势种，优势度会不会延续有待进一步观测。

利用空间结构参数来对森林进行分析，可以更加清楚地了解森林所处的演替阶段，有利于森林向更加稳定的方向进行演替。针对当地的植物特征类型和自然立地条件差异等多种不同的影响因素，对森林空间结构进行合理优化，增加林分多样性，使林分在水平分布上更加趋于随机，通过科学合理地调控竞争优势树种群体与竞争劣势树种群体的植物个体数量与分布空间位置，能够有效增强森林多功能效益(毛沂新等，2019)。森林经营过程中，通过数字化影像获取林木信息，与林分空间结构分析理论相结合，从而更加低成本地、有效地实现森林的可持续化经营。在未来，可以将空间结构参数与生物和非生物因素相结合，探究影响森林空间结构的因素，也可以与生产力相结合，探究不同空间格局下生产力的分布情况，为生产力的研究提供理论基础。

参考文献：

BEN HE, KADMON R, 2020. An experimental test of the area-heterogeneity tradeoff[J]. Proc Nat Acad Sci USA, 117(9): 4815-4822.

CHEN YN, YANG H, MA SY, et al., 2015. Spatial structure diversity of two coniferous broad-leaved mixed forests in Changbai Mountain[J]. J Beijing For Univ, 37(12): 48-58. [陈亚南，杨华，马士友，等， 2015. 长白山 2 种针阔混交林空间结构多样性研究[J].北京林业大学学报, 37(12): 48-58.]

DU H, HU F, ZENG FP, et al., 2017. Spatial distribution of tree species in evergreen-deciduous broadleaf karst forests in southwest China[J]. Sci Rep: 7.

GUO L, YAO CL, CAO RF, et al., 2017. Community species composition, diameter class structure and spatial distribution pattern of secondary deciduous broad-leaved forest in Baiyun Mountain[J]. J Henan Agric Univ, 51(05): 647-652. [郭凌，姚成亮，曹若凡，等， 2017. 白云

山次生落叶阔叶林群落种类组成及其径级结构与空间分布格局[J]. 河南农业大学学报, 51(05): 647-652.]
HUBBELL SP, 2006. Neutral theory and the evolution of ecological equivalence[J]. Ecology, 87(6): 1387-1398.
HUI GY, ZHANG GG, ZHAO ZH., et al. 2019. Methods of forest structure research: a review[J]. Curr For Rep, 5(3): 142-154.
HAN M, DONG XB, LIU H, et al., 2020. Spatial structure of natural larch secondary forests at different succession stages in the Greater Hinggan Mountains[J]. J NE For Univ, 48(6): 123-127. [韩敏, 董希斌, 刘慧, 等, 2020. 大兴安岭天然落叶松次生林不同演替阶段的空间结构[J]. 东北林业大学学报, 48(6): 123-127.]
HU YB, HUI GY, QI JZ, et al., 2003. Spatial structure analysis of natural red pine broad-leaved forest in Jiaohe, Jilin[J]. For Res (5): 523-530. [胡艳波, 惠刚盈, 戚继忠, 等, 2003. 吉林蛟河天然红松阔叶林的空间结构分析[J]. 林业科学研究(5): 523-530.]
HU ZY, LIU P, 2017. Distribution structure and species diversity of spruce forest in the Western Tianshan National Nature Reserve[J]. For Res Mgmt (6): 67-71. [胡中岳, 刘萍, 2017. 西天山国家级自然保护区天山云杉林分结构与物种多样性[J]. 林业资源管理(6): 67-71.]
HUI GY, 1999. Angular scale-a structural parameter describing the distribution pattern of individual trees[J]. Sci Silv Sin (1): 39-44. [惠刚盈, 1999. 角尺度——一个描述林木个体分布格局的结构参数[J]. 林业科学(1): 39-44.]
HUI GY, VON GADOW K , ALBERT M, 1999. A new spatial structure parameter of stand: size ratio[J]. For Res (1): 4-9. [惠刚盈, VON GADOW K , ALBERT M, 1999. 一个新的林分空间结构参数[J]——大小比数. 林业科学研究(1): 4-9.]
HUI GY, HU YB, ZHAO ZH, 2008. Spatial measurement of tree species separation degree based on relationship between adjacent trees[J]. J Beijing For Univ (4): 131-134. [惠刚盈, 胡艳波, 赵中华, 2008. 基于相邻木关系的树种分隔程度空间测度方法[J]. 北京林业大学学报(4): 131-134.]
HUI GY, HU YB, ZHAO ZH, 2009. A review of "structured forest management"[J]. World For Res, 22(1): 14-19. [惠刚盈, 胡艳波, 赵中华, 2009. 再论“结构化森林经营”[J]. 世界林业研究, 22(1): 14-19.]
HUI GY, ZHAO ZH, ZHANG GQ, et al., 2021. Role of a random organism in forest stability maintenance based on angular scale[J]. Sci Silv Sin, 57(2): 22-30. [惠刚盈, 赵中华, 张弓乔, 等, 2021. 基于角尺度的随机体在森林稳定性维持中的作用[J]. 林业科学, 57(2): 22-30.]
KWEON D, COMEAU PG, 2021. Climate, site conditions, and stand characteristics influence maximum size-density relationships in Korean red pine (*Pinus densiflora*) and Mongolian oak (*Quercus mongolica*) stands, South Korea [J]. For Ecol Manag, 502, 119727.
LI YF, HUI GY, ZHAO ZH, et al., 2012. The bivariate distribution characteristics of spatial structure in natural Korean pine broad-leaved forest[J]. J Veg Sci, 23(6): 1180-1190.
LI YF, LUO XQ, LI J, 2022. Habitat heterogeneity in karst environments influences the proportion and distribution of random framework[J]. Ecol Indic, 143: 109387.
LI BO, 2000. Ecology[M]. Beijing: Higher Education Press. [李博, 2000. 生态学[M]. 北京:高等教育出版社.]
LAI AH, WU ZL, ZHOU XN, et al., 2015. Binary distribution characteristics of spatial structure of selective cutting of Chinese fir broad-leaved mixed forest[J]. J For Environ, 35(4): 337-342. [赖阿红, 巫志龙, 周新年, 等, 2015. 杉阔混交林择伐空间结构二元分布特征[J]. 森林与

环境学报, 35(4): 337-342.]

LIU BS, FU DG, WU XN, et al., 2013. Spatial pattern of dominant species in secondary evergreen broad-leaved forests in central Yunnan[J]. Chin J Ecol, 32(3): 551-557. [刘保双, 付登高, 吴晓妮, 等, 2013. 滇中次生常绿阔叶林优势树种的空间格局[J]. 生态学杂志, 32(3): 551-557.]

LIU L, SONG TQ, PENG WX, et al., 2012. Spatial pattern of soil microbial biomass in Mulon Karst Nature Reserve[J]. Acta Ecol Sin, 32(1): 207-214. [刘璐, 宋同清, 彭晚霞, 等, 2012. 木论喀斯特自然保护区土壤微生物生物量的空间格局[J]. 生态学报, 32(1): 207-214.]

LIU Y, LI CX, WANG ZC, et al., 2020. Stand spatial structure characteristics of two main natural secondary forests in the Greater Hinggan Mountains[J]. J Northeast For Univ, 48(6): 128-134. [刘燕, 李春旭, 王子纯, 等, 2020. 大兴安岭两种主要天然次生林林分空间结构特征[J]. 东北林业大学学报, 48(6): 128-134.]

LU JY, WU ZF, ZHANG CY, et al., 2021. Effect of forest layer structure on productivity of mixed coniferous broad-leaved forest in Jiaohe, Jilin[J]. Acta Ecol Sin, 41(5): 2024-2032. [鲁君悦, 吴兆飞, 张春雨, 等, 2021. 吉林蛟河针阔混交林林层结构对生产力的影响[J]. 生态学报, 41(5): 2024-2032.]

MAO YX, ZHANG HD, WANG RZ, et al., 2019. Spatial Structure Characteristics of Main Tree Species of Primitive Broadleaved Korean Pine Forest in Eastern Liaoning Mountains[J]. J Appl Ecol, 30 (09): 2933-2940. [毛沂新, 张慧东, 王睿照, 等, 2019. 辽东山区原始阔叶红松林主要树种空间结构特征[J]. 应用生态学报, 30(09): 2933-2940.]

QIU RH, CHEN H, 2005. Effects of selective cutting on tree structure and species diversity in an evergreen broad-leaved forest[J]. Chin J Eco-Agric (3): 158-161. [邱仁辉, 陈涵, 2005. 择伐作业对常绿阔叶林乔木层树种结构及物种多样性的影响[J]. 中国生态农业学报(3): 158-161.]

SONG TQ, 2015. Karst Plants and Environment in Southwest China [M]. BJ: Sci Pr, 2015:61-62. [宋同清, 2015. 西南喀斯特植物与环境[M]. 北京:科学出版社: 61-62.]

WANG D, GUO Q, 2018. The influence of large trees on spatial distribution in broadleaved Korean pine forests[J]. Acta Ecol Sin, 38(23): 8400-8407.

WANG S, YAN Y, FU Z, et al., 2022. Rainfall-runoff characteristics and their threshold behaviors on a karst hillslope in a peak-cluster depression region[J]. J Hydrol, 605: 127370.

WU AC, TANG XL, LI AD, et al., 2022. Tree Diversity, Structure and Functional Trait Identity Promote Stand Biomass Along Elevational Gradients in Subtropical Forests of Southern China[J]. J Geophys Res-Biogeosci, 127(10): e2022JG006950

WAN M, TIAN DL, FAN W, 2009. Community structure analysis of Quercus quercus in the southern foot of Taihang Mountain[J]. J Henan Agric Univ, 43(2): 139-144. [万猛, 田大伦, 樊巍, 2009. 太行山南麓栓皮栎群落结构特征分析[J]. 河南农业大学学报, 43(2): 139-144.]

WANG ZC, DU H, SONG TQ, et al., 2015. Allometric growth models and forest biomass characteristics of major tree species (groups) in Guangxi[J]. Acta Ecol Sin, 35(13): 4462-4472. [汪珍川, 杜虎, 宋同清, 等, 2015. 广西主要树种(组)异速生长模型及森林生物量特征[J]. 生态学报, 35(13): 4462-4472.]

WANG Q, ZHANG JC, TIAN YY, et al., 2012. Stand spatial structure analysis of natural mixed forest in Fengyang Mountain, Zhejiang province[J]. J Zhejiang A&F Univ, 29(6): 875-882. [王群, 张金池, 田月亮, 等, 2012. 浙江凤阳山天然混交林林分空间结构分析[J]. 浙江农林大学学报, 29(6): 875-882.]

WANG SS, YU XX, BAN JW, et al., 2006. Changes in community structure and species diversity

during natural forest vegetation succession in the rocky mountainous areas of North China[J]. Res Soil Water Conserv (6): 48-50. [王树森，余新晓，班嘉蔚，等, 2006. 华北土石山区天然森林植被演替中群落结构和物种多样性变化的研究[J]. 水土保持研究(6): 48-50.]

XIONG KN, CHI YK, 2015. Problems and countermeasures of karst ecosystem in southern China [J]. Ecolo Econ, 31(1): 23-30. [熊康宁，池永宽，2015. 中国南方喀斯特生态系统面临的问题及对策[J]. 生态经济, 31(1): 23-30.]

XUE WX, GUO QJ, AI XR, et al., 2021. Study on species composition and spatial structure of natural liriodendron liriodendron forest[J]. For Res, 34(2): 166-173. [薛卫星，郭秋菊，艾训儒，等, 2021. 鹅掌楸天然林物种组成与林分空间结构特征研究[J]. 林业科学研究, 34(2): 166-173.]

YERJIANG BAKTURHAN, 2012. Study on plant diversity and spatial structure of Spruce natural forest in Tianshan Mountains [D]. Beijing:Beijing For Univ. [叶尔江 •拜克吐尔汉, 2012. 天山云杉天然林植物多样性与空间结构研究[D]. 北京：北京林业大学.]

ZHANG ZH, HU G, ZHU JD, et al.,2011. Spatial heterogeneity of soil nutrients and their effects on tree species distribution in karst forests [J]. Chin J Plan Ecol,35(10):1038-1049. [张忠华，胡刚，祝介东，等, 2011.喀斯特森林土壤养分的空间异质性及其对树种分布的影响[J]. 植物生态学报,35(10):1038-1049.]

ZHANG ZH, HU G, ZHU JD, et al., 2012. Stand Structure, Woody Sprcies Richness and Composition of Subtropical Karst Forests in Maolan,South-West China [J]. J Trop For Sci, 24(4): 498-506.

ZHANG LJ., DU H, YANG ZQ, et al., 2022. Topography and Soil Properties Determine Biomass and Productivity Indirectly via Community Structural and Species Diversity in Karst Forest, Southwest China [J]. Sustainability, 14(13): 7644.

ZHANG LJ, HUI GY, HU YB, et al., 2018. Spatial structural characteristics of forests dominated by Pinus tabulaeformis Carr[J]. Plos One, 13(4): e0194710.

ZHANG F, DU H, ZENG FP, et al., 2019. Community renewal dynamics of old-growth forest in karst cluster depression[J]. Acta Ecol Sin, 39(22): 8516-8525. [张芳，杜虎，曾馥平，等, 2019. 喀斯特峰丛洼地原生林群落更新动态[J]. 生态学报, 39(22): 8516-8525.]

ZHANG GG, LIU RH, HUI GY, et al., 2019. Distribution and interpretation of spatial structure parameters of stand: A case study of natural mixed oak with sharp teeth forest in Xiaolongshan[J]. J Beijing For Univ, 41(4): 21-31. [张岗岗，刘瑞红，惠刚盈，等, 2019. 林分空间结构参数 N 元分布及其诠释——以小陇山锐齿栎天然混交林为例[J]. 北京林业大学学报, 41(4): 21-31.]

ZHANG GG, WANG DX, CHAI ZZ, et al., 2015. Distribution characteristics of spatial structure parameters of two typical natural forests in Xiaolongshan[J]. For Res, 28(4): 531-537. [张岗岗，王得祥，柴宗政，等, 2015. 小陇山 2 种典型天然林空间结构参数分布特征[J]. 林业科学研究, 28(4): 531-537.]

ZHANG YH, DIAN YY, HUANG GZ, et al., 2021. Effects of stand spatial structure on species diversity in Pinus massoniana forest at different succession stages[J]. Chin J Ecol, 40(8): 2357-2365. [张亚昊，佃袁勇，黄光体，等, 2021. 不同演替阶段马尾松林林分空间结构对物种多样性的影响[J]. 生态学杂志, 40(8): 2357-2365.]

ZHANG YF, TANG MP, 2021. Dynamic characteristics of spatial structure of evergreen broad-leaved forest in Tianmu Mountain[J]. Acta Ecol Sin, 41(5): 1959-1969. [张毅锋，汤孟平，2021. 天目山常绿阔叶林空间结构动态变化特征[J]. 生态学报, 41(5): 1959-1969.]

ZHAO ZH, HUI GY, HU YB, et al., 2013. Application of structured forest management methods in broad-leaved pine forests[J]. For Res, 26(4): 467-472. [赵中华，惠刚盈，胡艳波，等, 2013. 结构化森林经营方法在阔叶红松林中的应用[J]. 林业科学研究, 26(4): 467-472.]

ZHOU ML, ZHANG Q, KANG XG, et al., 2016. Stability of different forest communities based on spatial structure index[J]. Plant Sci J, 34(5): 724-733. [周梦丽，张青，亢新刚，等, 2016. 基于空间结构指数的不同森林群落稳定性研究[J]. 植物科学学报, 34(5): 724-733.]